LIMNOBIOS	La Plata	Octubre 1981	Vol. 2	Fasc. 4	Pág. 239-246	ISSN 0325-7592

INFLUENCIA DE LA DENSIDAD SOBRE LA FECUNDIDAD Y COMPETENCIA INTERESPECIFICA CON REFERENCIA ESPECIAL A UNA POBLACION DE BELOSTOMATIDAE (INSECTA HEMIPTERA) [1]

JUAN A. SCHNACK,[2] EDUARDO A. DOMIZI,[3]
GUSTAVO R. SPINELLI [4] y ANA L. ESTEVEZ [2]

SUMMARY: INFLUENCE OF DENSITY ON THE FECUNDITY AND INTERSPECIFIC COMPETENCE WITH SPECIAL REFERENCE TO A POPULATION OF BELOSTOMATIDAE (INSECTA HEMIPTERA). — Interspecific competitive coactions between *Belostoma oxyurum* (Dufour) and congeneric species are here analysed in Los Talas pond (Los Talas, Partido de Berisso, Provincia de Buenos Aires), giving special emphasis on its most important competitor: *Belostoma elegans* (Mayr). *B. oxyurum* potential and actual fecundities are compared taking into account the most relevant periods when this research was carried on, during 1978 and 1979. The observed fluctuations in females fecundity were inversely related to populational density changes. This suggests the existence of a density goberned mechanism which could be detected trough the comparative analysis of fecundity data obtained from the most important portion of the reproductive season, between the above mentioned years.

INTRODUCCION

El controvertido tema de la regulación de las poblaciones animales ha suscitado extensas discusiones entre los ecólogos, como puede corroborarse a través de la copiosa literatura que ha enriquecido su tratamiento (Howard y Fiske, 1911; Nicholson, 1933, 1954, 1957, 1958; Gause, 1934; Smith, 1935; Varley, 1947; Elton, 1949; Andrewartha y Birch, 1954; Thompson, 1956; Milne, 1957, 1962, etc.). Uno de los aspectos más polémicos ha consistido en aceptar o rechazar la existencia de los denominados *factores dependientes e independientes de la densidad*. Los primeros son aquellos cuya intensidad de acción está necesariamente ligada al número de individuos por unidad de hábitat, los últimos comprenden a la suma de componentes del medio cuya intensidad de acción —pero no su influencia— es independiente del número poblacional. Otro tópico que ha despertado singular interés en el estudio de la dinámica de las poblaciones es el de la coexistencia o exclusión cuando dos o más especies compiten por algún o algunos de los componentes esenciales del medio (Gause, 1934; Hutchinson, 1957; Pianka, 1974).

La presente contribución ofrece algunas evidencias de campo relativas a los temas precedentemente esbozados, las que fueron obtenidas a partir de una investigación realizada en la laguna Los Talas (Partido de Berisso, Provincia de

[1] Contribución científica Nº 160 del Instituto de Limnología, ILPLA (Museo de La Plata-CONICET). La realización de este trabajo fue parcialmente financiada por subsidio relativo al convenio SECYT-CONICET-UNLP, otorgado en diciembre de 1978 al Doctor Juan A. Schnack.

[2] Carrera del Investigador, CONICET.
[3] Carrera del Técnico, CONICET.
[4] Becario de Iniciación, CONICET.

Buenos Aires), referida a *Belostoma oxyurum* (Dufour) y su congénere y competidor más cercano *B. elegans* (Mayr).

El objetivo inicial de este trabajo consistió en el análisis de las interacciones de competencia entre *B. oxyurum* y especies congenéricas simpátricas, aunque con particular referencia a *B. elegans*. A tal efecto se consideró oportuno repetir las estimaciones y registros de densidad y fecundidad que en un estudio previo se realizaron en la primera de las especies (Domizi *et al.*, 1978; Schnack *et al.*, 1979), como así también inaugurar el tratamiento de dichos atributos en *B. elegans*. Desafortunadamente, la escasa abundancia relativa de esta última especie, durante la estación reproductiva no pudo conferirle representatividad a los registros medios de fecundidad obtenidos, razón por la cual éstos debieron ser desechados. Por el contrario, la presencia más abundante de *B. oxyurum* hacia fines de primavera y durante todo el verano, posibilitó la obtención de un número mucho mayor de especímenes, cuyo estudio permitió analizar las variaciones y tendencias predominantes en la fecundidad y fertilidad.

La existencia de la relación inversa que se observara entre la producción de óvulos y la densidad poblacional de *B. oxyurum*, estimuló a los autores a extender el objetivo de este trabajo. Esto último se debió a la posibilidad de demostrar la incidencia de factores aparentemente no periódicos, "denso-independientes", cuyas características serán descriptas más adelante, que al afectar a la población, mediante una reducción de sus niveles numéricos, promoverían indirectamente una reacción "denso-dependiente", a través de un incremento en los valores medios de fecundidad.

MATERIAL Y METODOS

La realización de 16 muestreos, en su mayoría quincenales, durante el período 11 de junio al 27 de diciembre de 1979, permitió confrontar las abundancias relativas de *B. oxyurum* y *B. elegans*, registrándose en cada ocasión los valores porcentuales de cada una de ellas (tabla I).

El análisis comparativo de los valores medios y patrones de fecundidad de *B. oxyurum*, correspondientes a los años 1978 y 1979, incluyó respectivamente capturas semanales y quincenales que se extendieron desde julio hasta diciembre, lapso que abarca los primeros 6 meses, del total de 9 meses que comprende la "estación reproductiva" de esta especie. La obtención de datos de fecundidad se logró en cada fecha mediante la disección de todas las hembras adultas capturadas, registrándose el número medio de óvulos maduros por individuo y por hembra "grávida". Las determinaciones de "fecundidad realizada" se vieron facilitadas por el hecho conocido del rol que cumplen los machos en su condición de incubantes, calculándose el número medio de huevos por individuo, con referencia al total de machos y a aquellos cubiertos por desove. Los patrones temporales de fecundidad potencial y real fueron analizados en función de los registros porcentuales de hembras grávidas y de machos incubantes.

AMBIENTE ESTUDIADO

A los efectos de esta investigación, la descripción del ambiente debe desglosarse en dos partes; éstas pueden referirse respectivamente a ciertas características disímiles que se observaran antes y después del efecto pronunciado que la incidencia de los factores bióticos y abióticos, que se analizan más adelante, produjeran en la fisonomía y estructura del ecosistema estudiado.

Los rasgos básicos de la laguna Los Talas se han descripto "in extenso" en contribuciones anteriores (Domizi *et al.*, 1978; Schnack *et al.*, 1978), los que a continuación son reseñados de manera suscinta. Se trata de un limnótopo lenítico permanente, con aporte hídrico de orígenes freático, pluvial y de desborde

de arroyos contiguos. Sus costas son ligeramente barrancosas y la cuenca abarca un área aproximada de 30.000 m², casi enteramente cubierta de vegetación flotante, con dominancia de *Spirodela intermedia* sobre las restantes hidrófitas allí presentes: *Azolla filiculoides*, *Lemna* sp., *Wolffia* sp., *Wolfiella* sp. e *Hydrocotile* sp. En marzo de 1977 se incorpora a ésta asocie un número apreciable de pontederiáceas, representadas por *Pontederia* sp., que ocuparon y colonizaron los sectores marginales. El citado camalotal accedió a la Hoya del Plata, proveniente del Distrito Mesopotámico, a través del río Paraná y luego del Estuario del Plata.

Durante el transcurso de los primeros meses del año 1979 comienzan a observarse los efectos de una intensa sequía, la que afectó notablemente el balance hídrico de la laguna. Por otra parte, a principios del mes de mayo del citado año se produce una invasión masiva de cisnes de cuello negro *(Gygnus melancorhyphus)* que se establecen en el limnótopo durante unos 15 días, provocando modificaciones significativas en las asocies y consocies de lemnáceas y pontederiáceas, las que fueran consumidas en gran proporción por estas aves, conjuntamente con la meiofauna pleustónica. Este alejamiento de las condiciones de normalidad fue acrecentado asimismo por la intervención humana, merced a la extracción parcial de la vegetación, con el objeto de transformar este limnótopo en un centro recreacional.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados obtenidos pueden ser analizados bajo la consideración separada de los tres aspectos básicos que contempla esta invetigación; ellos se refieren a la representación de las especies de *Belostoma* en la laguna Los Talas, a las interacciones competitivas entre *B. oxyurum* y *B. elegans* y a las variaciones observadas en los valores medios y patrones de fecundidad.

Consideraciones sobre *B. oxyurum* y Especies Congenéricas en la laguna Los Talas

Entre los insectos cuya presencia continua fuera detectada en la laguna Los Talas, los representantes de la subfamilia Belostomatinae conforman probablemente el tope de los niveles tróficos de las comunidades que integran. Estos, conjuntamente con los odonatos (zigópteros y anisópteros), algunos coleópteros (ditíscidos, hidrofílidos), así como otros hemípteros criptocerados (naucóridos, ranátridos), prevalecen, al menos durante ciertas etapas de su ciclo vital, en su interferencia con los restantes integrantes de los niveles alimentarios superiores. Esta particularidad es especialmente válida para las ninfas y adultos de *B. oxyurum*, especie de mayor importancia relativa de la familia Belostomatidae, dada la ocurrencia más escasa y discontinua de otras especies de este taxón.

Hasta el momento de inciar esta investigación, se presumía que las únicas especies del género *Belostoma* que podían ocupar este limnótopo era *B. oxyurum* y *B. elegans*. Sin embargo, a partir de abril de 1977 comienza a detectarse la presencia de tres especies más, a saber: *B. micantulum* (Stäl), *B. dentatum* (Mayr) y *B. elongatum* Montandon. Estas últimas pueden considerarse como "marginales", al estar típicamente representadas en el Dominio Subtropical. Puede sugerirse que las incorporaciones mencionadas estarían relacionadas con un mecanismo pasivo de transporte (hidrocoria-fitocoria). Esta conjetura constituye sólo una de las posibles causales de dicho ingreso, el que coincide con la presencia en el área platense de especies de los más variados taxa, normalmente de distribución subtropical.

B. elongatum no ha llegado nunca a establecerse, pudiendo tan sólo considerarse como elemento ocasional. *B. dentatum*, una de las especies de mayor porte del género, invadió con aparente éxito reproductivo la laguna Los Talas, detectándose la presencia de ninfas en

todos sus estadios, en las etapas primaveral y estival de los años 1977 y 1978. No obstante, pese a su significativo porte, el que le conferiría ventajas en coacciones de interferencia, como su aparente aptitud para permanecer en el ambiente colonizado, comenzó a disminuir gradualmente en su importancia relativa, en tal progresión, que en todo el año 1979 fueron capturados sólo dos especímenes, indicadores de una franca declinación, tendiente a su extinción como población de este limnótopo. *B. micantulum*, pese a no encontrarse nunca en forma expresiva en cuanto a numerosidad, como para ser considerado un competidor efectivo de *B. oxyurum*, fue en realidad más exitoso que *B. dentatum*, por el hecho de que aún continúa registrándose la ocurrencia de machos incubantes.

Estos hechos responderían a una causal biogeográfica. De las especies que tienen conexión con el corredor en galería de la faja oriental, *B. micantulum* parece desarrollar con mayor aptitud los diversos aspectos de su dinámica poblacional en el sector meridional del Distrito Mesopotámico. Por ello no es gratuito suponer que los requerimientos ambientales de *B. micantulum* puedan satisfacerse en mayor medida en una zona geográficamente más próxima.

Competencia Interespecífica

Como se mencionara anteriormente, la laguna Los Talas se caracteriza por la presencia continua y la dominancia de ninfas y adultos de *B. oxyurum* sobre el resto de sus congéneres. De ellos, sólo *B. elegans* aparece en forma constante, aunque generalmente en escasa proporción y con marcado predominio del estado adulto.

Con las etapas finales del período de sequía y la invasión masiva de cisnes de cuello negro, se produce la incorporación de numerosos especímenes adultos de *B. elegans*, los que se enfrentan ante un "vacío ecológico" susceptible de ser ocupado para realizar su potencial reproductivo. Subsecuentemente, nuevos inmigrantes de esta especie se van agregando a la población, aumentando de esta manera su importancia relativa.

TABLA I

VARIACIONES TEMPORALES EN LA ABUNDANCIA RELATIVA DE *B. ELEGANS* Y *B. OXYURUM* EXPRESADA EN VALORES PORCENTUALES. LAGUNA LOS TALAS, 11 DE JUNIO-27 DE DICIEMBRE DE 1979

Fecha	B. elegans	B. oxyurum
11 de junio	4,3	95,6
18 de junio	0	100
25 de junio	11,1	88,8
10 de julio	12,5	87,5
31 de julio	19,5	80,5
8 de agosto	84,4	15,6
22 de agosto	40,5	59,5
5 de setiembre	48,6	51,3
21 de setiembre	46	54
4 de octubre	48,3	51,7
18 de octubre	0	100
1 de noviembre	33,3	66,6
15 de noviembre	11,2	88,7
29 de noviembre	7,9	92,1
13 de diciembre	9,7	90,2
27 de diciembre	3	96,9

Esta tendencia se hace especialmente manifiesta el 8 de agosto, con una inversión de las proporciones habituales entre esta especie y *B. oxyurum*, las que contrastan, por ejemplo, con los registros del 18 de octubre, época del año esta última en la que el ambiente recupera en parte su fisonomía habitual.

Coincidentemente con el proceso de estabilización del limnótopo, *B. oxyurum* comienza a cobrar nuevamente su importancia como especie dominante, acentuándose su incremento con la incorporación de las ninfas, provenientes de las primeras eclosiones de setiembre y octubre, situación que persiste en los meses subsiguientes (tabla I).

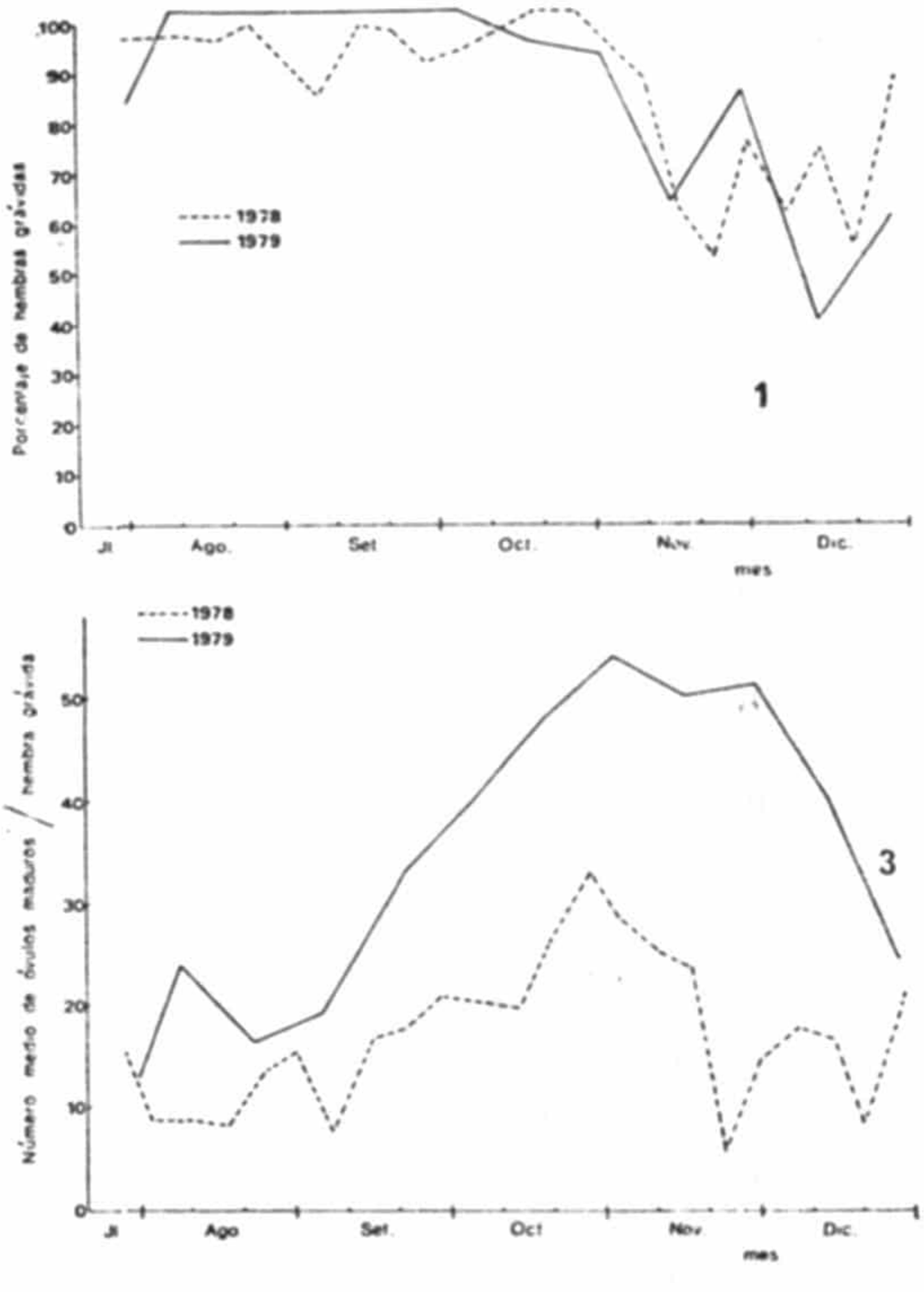
El análisis de algunas de las características del comportamiento y ecología de *B. oxyurum* y *B. elegans* (tabla II) ofrece una interpretación bastante coherente de la recuperación observada en la primera de las especies, a partir de niveles numéricos casi residuales. Sumariamente, los comentarios previos sugieren que: a) los individuos adultos de *B. elegans* son inmigrantes, que acceden al limnótopo por desplazamiento voladores; b) la presencia de ninfas y adultos "no voladores" de *B. oxyurum* interfiere en el éxito reproductivo de *B. elegans*, anticipada además por la ocurrencia más temprana en la primera de eventos trascendentes del ciclo reproductivo; y c) la realización escasa del potencial de *B. elegans*, debida a la escasa probabilidad de apareamientos, explica en parte la menor representatividad de su estado ninfa.

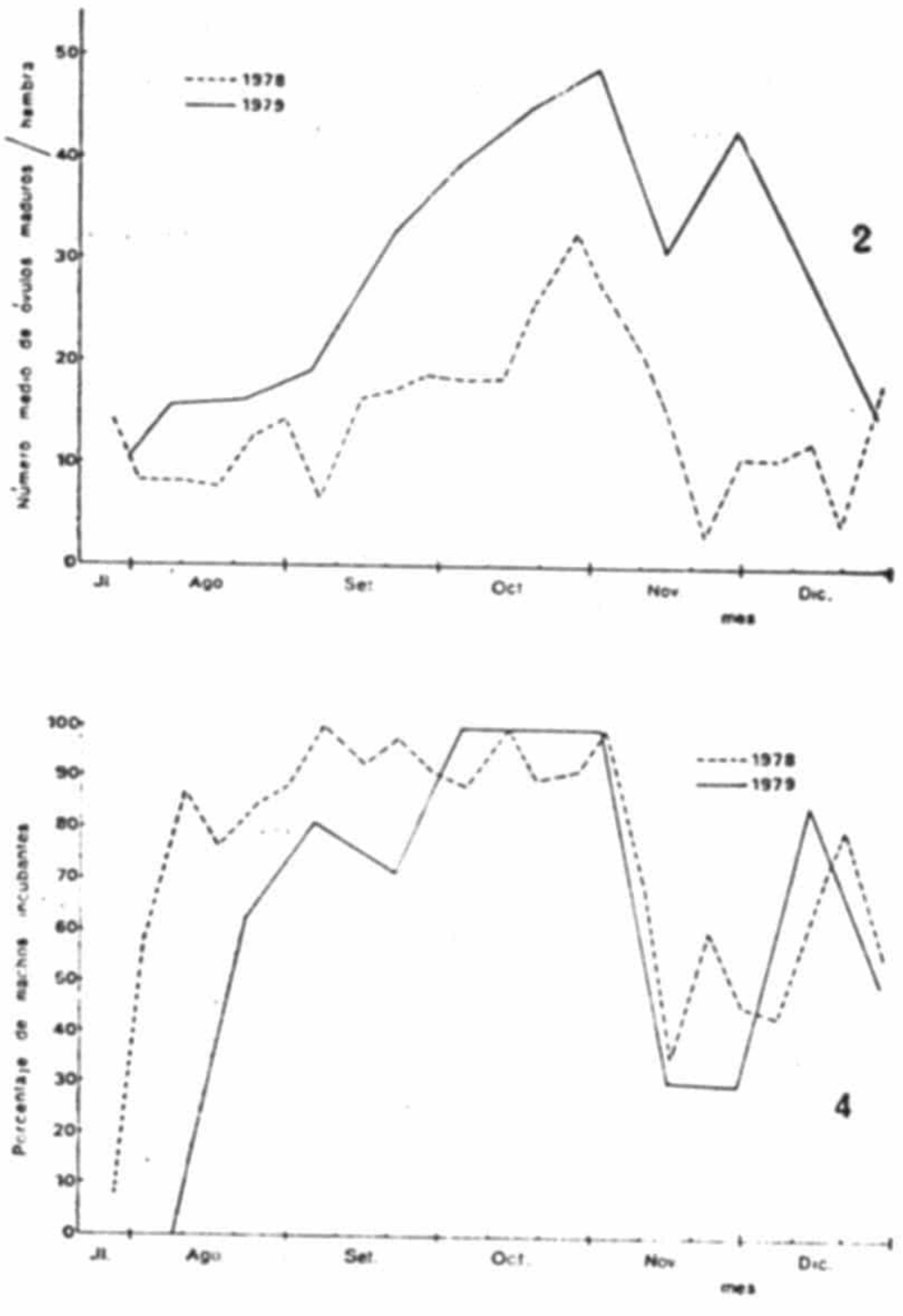
La mayor aptitud competitiva que atribuimos a *B. oxyurum* no implica la exclusión de *B. elegans*, situación aplicable a especies muy cercanas ecológicamente (Gause, 1934). Las especies (o poblaciones) que nos conciernen manifestarían una superposición desigual del nicho, que se correspondería con un modelo en el que el hiperespacio compartido puede incluir a la alimentación y al hábitat, mientras que el no compartido puede referirse a la oviposición más temprana de *B. oxyurum* y al vuelo de *B. elegans*, aspectos éstos que explicarían muy fragmentariamente la separación de nichos entre ambos taxa.

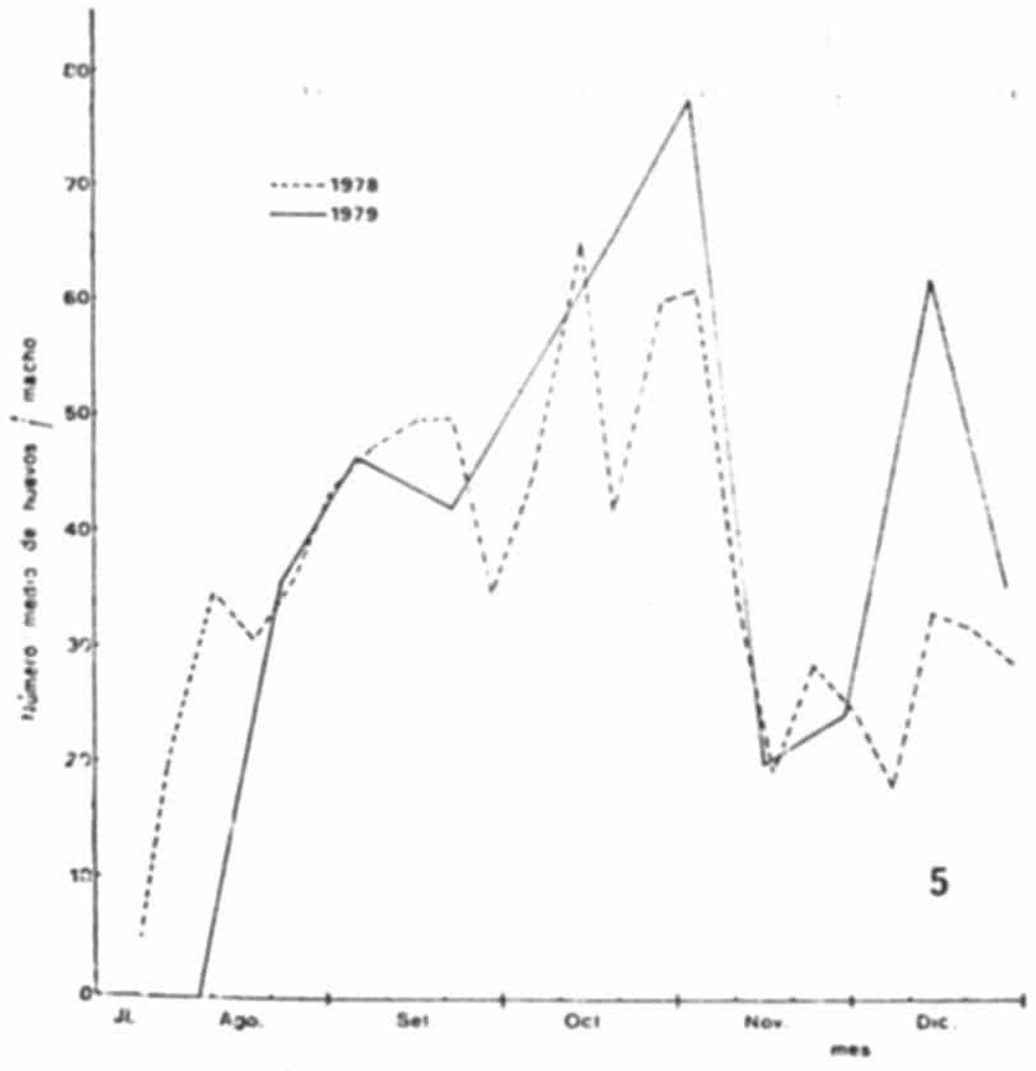
TABLA II

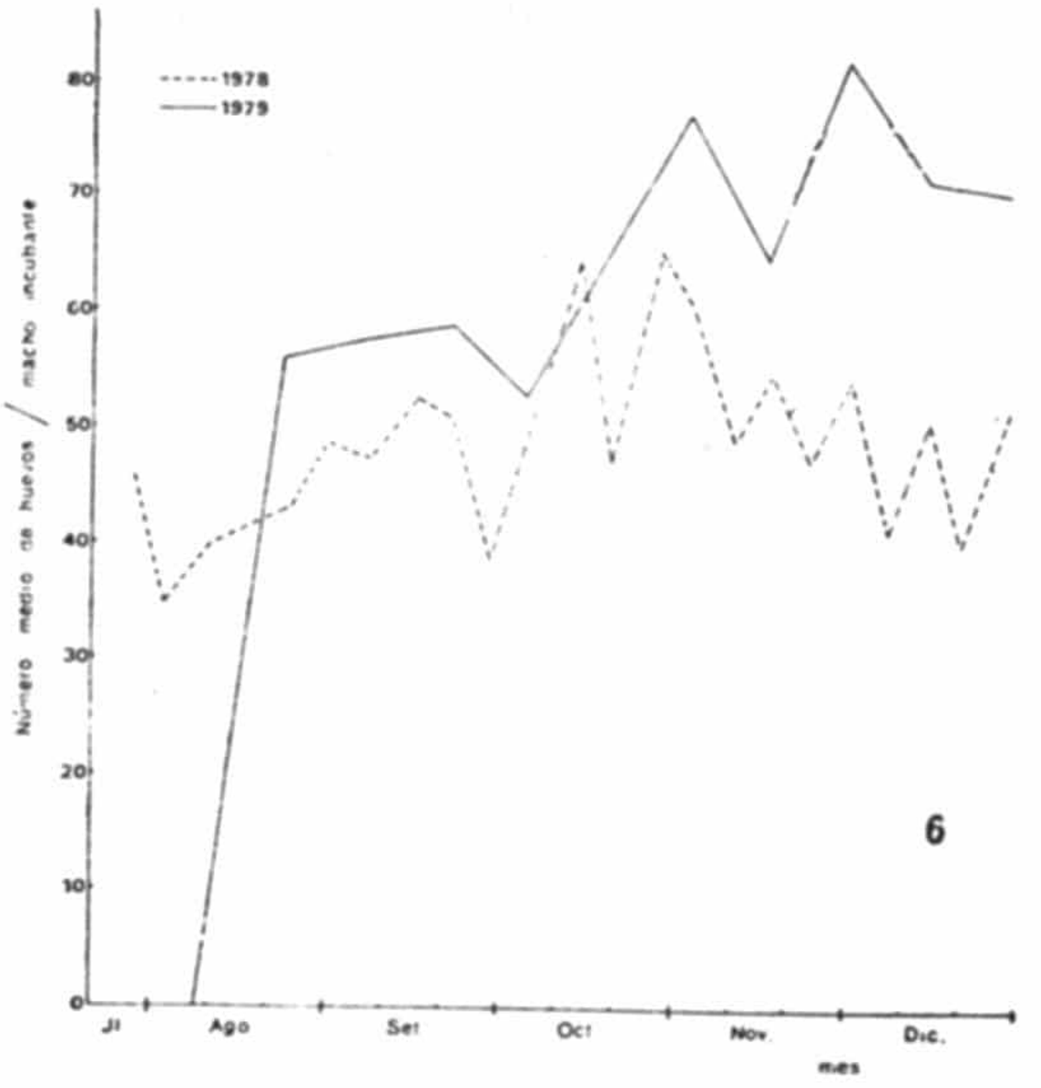
ANALISIS COMPARATIVO DE ALGUNAS CARACTERISTICAS DE LA ECOLOGIA Y EL COMPORTAMIENTO DE *B. OXYURUM* Y *B. ELEGANS*

Especie	*B. oxyurum*	*B. elegans*
Hábitat	léntico, permanente	léntico, lótico, principalmente temporario
Distribución	restricta	amplia
Extensión de la estación reproductiva	9 meses	6 meses
Fecundidad	baja	alta
Tendencia a la dispersión por desplazamientos voladores	baja	extremadamente alta
Fidelidad paternal (bajo condiciones adversas)	alta (raramente se desprende de las posturas)	baja (frecuentemente se desprende de las posturas)









Figs. 1-6. — Análisis comparativo de las variaciones temporales entre los años 1978 y 1979, con referencia a los atributos estudiados en la población de **Belostoma oxyurum** de la Laguna Los Talas.

1: porcentaje de hembras grávidas.
2: fecundidad media/hembra.
3: fecundidad media/hembra grávida.
4: porcentaje de machos incubantes.
5: fertilidad media/macho.
6: fertilidad media/macho incubante.

Fecundidad como Respuesta Dependiente de la Densidad

Una de las consecuencias de la disrupción del hábitat por la acción de los factores bióticos y abióticos ya descriptos, fue la disminución notable de la densidad de *B. oxyurum*. Esta variación numérica se evidenció en la merma del número de individuos durante las etapas más críticas del año 1979, el que representaba alrededor del 20 % con respecto al correspondiente a la misma época del año anterior, con esfuerzos equivalentes de captura.

La comparación de los registros medios de fecundidad potencial del período julio-diciembre, entre los años 1978 y 1979, arroja diferencias significativas, con valores marcadamente superiores en el último año. Los resultados obtenidos indican, no obstante, que la población de *B. oxyurum* ha mantenido sus patrones de fecundidad potencial y real, si con esto nos referimos a las tendencias temporales predominantes, las que se manifiestan respectivamente en el porcentaje de hembras grávidas y de machos incubantes (figs. 1 y 4). Por otra parte, si bien existen diferencias significativas en el número de óvulos maduros por hembra y de huevos por macho incubante, las variaciones numéricas manifiestan una ajustada correlación (figs. 2, 3, 5 y 6). Debe señalarse, que pese a la similitud que se observara en las variaciones estacionales de 1978 y 1979, en este último año, el incremento porcentual de machos incubantes es tardío en relación con el correspondiente al año precedente, aproximándose los los valores de ambos años a partir de comienzos de octubre (fig. 4). Se produce asimismo una marcada declinación en los valores porcentuales de mediados de noviembre, tanto en machos como en hembras, para los dos ciclos reproductivos estudiados (figs. 1 y 4). Esta disminución coincide temporalmente con la incorporación masiva de adultos recién emergidos, observada en campo y laboratorio en la época mencionada.

El aumento significativo del número de óvulos maduros por hembra que ocurriera durante 1979 no se corresponde estrictamente con las variaciones que se registraran en el número de óvulos fecundados por macho, el que no supera apreciablemente a los valores computados en el año anterior (figs. 2 y 5). Tal similitud en la respuesta funcional aparente de ambos sexos puede ser la resultante de la escasa probabilidad de encuentros sexuales durante los períodos de menor densidad poblacional, con el consiguiente incremento del número de óvulos maduros contenidos en las gónadas de las hembras, ante la escasez relativa de áreas de oviposición (superficie dorsal de los machos). De todas formas, los valores de fertilidad, si bien no superan significativamente en el año 1979 a aquellos obtenidos en el año anterior, son al menos representativos de una recuperación de los niveles de fecundidad real, situación que comienza a manifestarse a partir de la segunda quincena del mes de agosto (fig. 5). La recuperación aludida puede bien atribuirse a la prolongada retención de óvulos por parte de las hembras, cuyos valores altos de fecundidad se corresponden claramente con el elevado número medio de huevos por individuo incubante, que en el último año supera ampliamente al correspondiente al ciclo anterior (fig. 6).

Es difícil establecer a *priori* las causales ecológicas de un cambio tan pronunciado en los valores medios de fecundidad; entre los posibles determinantes podemos considerar a la acción combinada y subsecuente de factores climáticos y bióticos, aparentemente no periódicos, y su posible influencia, merced a una inducción indirectamente denso-dependiente, en el incremento de la fecundidad media por individuo.

BIBLIOGRAFIA

Andrewartha, H. G. & Birch, L. C., 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.

DOMIZI, E. A.; ESTÉVEZ A. L.; SCHNACK, J. A. & SPINELLI, G. R., 1978. Ecología y estrategia de una población de *Belostoma oxyurum* (Dufour) (Hemiptera, Belostomatidae). *Ecosur*, 5 (10): 157-168.

ELTON, C., 1949. Population interspersion: an essay on animal community patterns. *J. Ecol.*, 37: 1-23.

GAUSE, G. F., 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.

HOWARD, L. O. & FISKE, W, F., 1911. The importation into the United States of the parasites of the gipsy-moth and the brown-tail moth. *U. S. Dept. of Agric., Bureau of Entom., Bull.*, 91.

HUTCHINSON, G. E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.

MILNE, A., 1957 *a*. Theories of natural control of insect populations. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 253-271.

—— 1957 *b*. The natural control of insect populations. *Can. Ent.*, 89: 193-213.

—— 1962. On a theory of natural control of insect populations. *J. theor. Biol.*, 3: 19-50.

NICHOLSON, A. J., 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 2 (suppl. 1): 132-178.

—— 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.*, 2: 9-65.

—— 1957. The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 153-173.

—— 1958. Dynamics of insect populations. *A. Rev. Ent.*, 3: 107-136.

PIANKA, E., 1974. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York.

SCHNACK, J. A.; DOMIZI, E. A.; ESTÉVEZ, A. L. & SPINELLI, G. R., 1978. Ecología de las comunidades y su estudio relativo a diversidad, estructura e información. Consideraciones generales y referencia a la mesofauna del pleuston. *Ecosur*, 5 (10): 131-155.

—— 1979. Fecundidad y estructura de edades en una población de *Belostoma oxyurum* (Dufour) (Hemiptera, Belostomatidae). *Rev. Soc. Ent. Arg.*, 38 (1-4): 11-17.

SMITH, H. S., 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. Econ. Ent.*, 28: 873-898.

THOMPSON, W. R., 1956. The fundamental theory of natural and biological control. *Ann. Rev. Entomol.*, 1: 379-402.

VARLEY, G. C., 1947. The natural control of population balance in the knap-weed gall-fly *(Urophora jaceana)*. *J. Anim. Ecol.*, 16: 139-187.